3. Zur Phylogenie des Blutgefäßsystems bei Arthropoden.

Von Dr. Witold Gądzikiewicz.

eingeg. 22. April 1905.

Bei Arthropoden entstehen, wie dies durch die Langsche Hämocöltheorie[1] bekannt geworden ist, das Herz und die mediodorsalen Gefäßstämme aus medialen Darmblutlakunen, welche von den beiden Mesenteriallamellen eingefaßt werden und die Gefäßwände bilden. Die Wand des Herzens wird aus sog. »Cardioblasten« gebildet, welche sehr frühzeitig am oberen Rande der Mesodermsäcke, an der Stelle, wo die Splanchnopleura in die Somatopleura übergeht, auftreten, und hier die einschichtige Cölomwand bilden. (These 49 u. 50.) Von diesen Cardioblasten werden fast alle Bestandteile des Herzens — also Epicard, Muscularis und Basalmembran (Intima) — gebildet. Der Ursprung der von der Basalmembran nach innen liegenden zelligen Gebilde, wie Endothel, Herzkörper usw. bei verschiedenen Tiergruppen, bleibt noch immer ganz dunkel. »Vielleicht« — sagt Lang — »stellt es als primäres Mesenchym einen Rest des ursprünglichen parenchymatösen Füllgewebes dar, vielleicht ist es sekundäres Mesenchym (These 16).

Wie aus meinen früheren Arbeiten[2] zu ersehen ist, konnte ich bei Malacostraken kein Gefäßendothel auffinden. Im Herzen von *Gammarus* behaupten Della Valle (1893), Wrześniowski (1879) ein echtes Endothel gesehen zu haben; nach meinen früheren Untersuchungen aber handelt es sich hier nicht um die Endothelzellen, sondern um Blutkörperchen, die der Herzwand eng anliegen. Bei vielen Malacostraken (*Nebalia*, *Porcellio*, *Praniza*, *Cuma*) habe ich im Herzlumen einige Gebilde gesehen und beschrieb sie als Syncytien von Blutkörperchen. Jetzt möchte ich besonders betonen, daß diese Syncytien nicht nur aus Blutkörperchen entstehen, sondern daß an ihrer Ausbildung auch die Hämoblasten — Blutkörperchen bildende Zellen — teilnehmen. Über die morphologische Bedeutung dieser Gebilde werde ich noch später näheres mitteilen. Also das gänzliche Fehlen des Endothels spricht durchaus für die Geltung der Hämocöltheorie.

Meine weiteren Untersuchungen aber führten mich allmählich zu dem Schlusse, daß das Fehlen des Endothels bei Crustaceen, und speziell bei Isopoden, eine sekundäre Erscheinung sei. Den Grund dazu finde ich bei sorgfältigen Untersuchungen in der Herz- und Arterienhistogenese bei *Idothea tricuspidata*, deren Entwicklung ich jetzt bearbeite.

Bei *Idothea* finden sich die obenerwähnten Blutkörperchensyncytien gar nicht. Die merkwürdig großen Kerne, welche ich in der inneren Wand des Herzlumens früher gesehen habe und über deren Bedeutung ich damals nicht klar wurde, klären sich jetzt nach den embryologischen Untersuchungen folgendermaßen auf. An verschiedenen Embryonalstadien, selbst bei sehr jungen *Idothea*-Formen, besteht die Herzwand

---

[1] Beiträge zu einer Trophocöltheorie. Betrachtungen und Suggestionen über die phylogen. Ableitung der Blut- und Lymphbehälter, insbesondere der Articulaten von Arnold Lang. Jena 1903.

[2] W. Gądzikiewicz, Über den feineren Bau des Herzens bei Malacostraken. Jenaische Zeitschr. für Naturwiss. Bd. XXXIX. 1904. — Über den histol. Bau des Herzens bei decapoden Crustaceen. Bulletin internat. de l'Académie des Sciences de Cracovie. Novembre 1904.

aus zwei Schichten: einer äußeren, peripherischen, später sich zur Muscularis ausbildenden, und einer dicht dieser anliegenden, inneren Schicht. Diese letzte besteht aus ziemlich voneinander getrennten Zellen, die mit großen Kernen versehen sind. An weiteren Wachstumsstadien schmelzen diese Zellen mit der plasmatischen Substanz der Muscularis zusammen und verlieren ihre Grenze ganz und gar, so daß nur ihre großen Kerne ganz ebenso wie bei der erwachsenen *Idothea* zu sehen sind. Diese Zellen gleichen auf sehr frühen Stadien denjenigen, welche sich frei im Herzlumen befinden und später zu Blutkörperchen werden (Hämoblasten). Abgesehen von der Frage, aus welchem Keimblatt diese beiden Zellenarten stammen, kann man schon nach ihrer Lage und ihrem Aussehen feststellen, daß beide gleichen Ursprunges sind.

Das Herz der Embryonen von *Ligia oceanica* besteht nach den Untersuchungen von J. Nusbaum[3] aus zwei Schichten, von welchen die äußere die Muscularis bildet, die innere dagegen möglicherweise die Blutzellen liefert. Der Vergleich meiner Beobachtungen an *Idothea*-Embryonen mit denen von Nusbaum an *Ligia*-Embryonen läßt ganz sicher erkennen, daß die innere Schicht der Herzwand dieser beiden Formen ähnlich gebaut ist. Jetzt ist die Frage, welchen Ursprungs ist die innere Schicht der Herzwand bei den untersuchten Formen. Was *Ligia* anbetrifft, so sagt Nusbaum nichts darüber. Bei *Idothea*-Embryonen aber, wie gesagt, ist diese Schicht des gleichen Ursprungs mit den Hämoblasten.

Daß wir schon an frühen Entwicklungsstadien im Herzen von *Ligia*- und *Idothea*-Embryonen eine nach innen von der Muscularis liegende selbständige Schicht unterscheiden können, spricht sehr dafür, daß wir hier ein endothelähnliches Gebilde, also ein Endocard, annehmen müssen. Bei erwachsenen *Idothea*-Formen verschmilzt diese Schicht mit der Muscularis und man sieht von ihr nur wenige — die obenerwähnten — große Kerne. Was auf späteren Entwicklungsstadien und bei erwachsenen *Ligia*-Formen aus dieser inneren Schicht entsteht, behalte ich mir vor in meiner definitiven Arbeit zu besprechen, die an andrer Stelle erscheinen wird.

Der Ursprung des Endocards ist genetisch ganz verschieden von dem der übrigen Bestandteile des Herzens. Es ist möglich, daß sowohl die Hämoblasten wie das Endocard aus mesenchymatösem Gewebe ihren Ursprung nehmen, vorläufig aber kann ich das nur als Vermutung aussprechen. Die »Verdickungen«, die der Muscularis bei *Nebalia*, *Porcellio* usw. anliegen, und die »Syncytiengebilde«, die bei diesen Malacostraken im Herzlumen zu sehen sind und ihre Herkunft den Hämoblasten und Blutkörperchen verdanken, sind mit dem Endocard der *Idothea*- und *Ligia*-Embryonen durchaus homolog. Alle diese Gebilde (Syncytien und Verdickungen bei vielen Malacostraken, endothelähnliche Gebilde bei *Ligia* und *Idothea*) kann man als Endocard bezeichnen. Dieses Endocard unterscheidet sich von der Muscularis und dem Pericard, welche als Differenzierungsprodukte der Cölomwand zu betrachten sind, im Hinblick auf seinen Ursprung, welcher ganz andrer Natur ist.

Wenn wir jetzt die Arterienwand durchmustern, so sehen wir keine

3 J. Nusbaum, Materyały do embryologii i histogenii równonogów. Krakau 1893 (polnisch).

Spur von Endothel, oder von den oben beschriebenen Gebilden (Verdickungen, Syncytien). — Die Wand der Arterien besteht aus der »homogenen« Hülle (Leydigsche Intima), welche nach außen von der Adventitia umgeben ist. Diese »homogene Intima« weist aber, wie ich bei *Idothea*, *Praniza*, *Porcellio*, *Gammarus* u. a. m., sicher konstatiert habe, innen mehrere Kerne auf. Bei Anwendung der Silberimprägnation konnte ich auch die Zellgrenzen (bei *Porcellio*) nachweisen. Bei *Idothea*-Embryonen bildet sich die »Intima« der Arterienwand aus eng aneinander liegenden Zellen, welche den endocardbildenden Zellen ziemlich ähnlich erscheinen. Bei erwachsenen Malacostrakenformen sondert die »Intima« nach innen und nach außen eine homogene Membran ab, die bei verschiedenen Arten von verschiedener Dicke ist. Bei *Idothea* sind diese Membranen von bedeutender Dicke und die innere können wir als eine Basalmembran betrachten.

Aus den Tatsachen, daß die Arterien kein Endothel besitzen und daß die »Intima« aus Zellen, die denjenigen des Endocards ähnlich sind, entstanden ist, geht hervor, daß die »Intima« der Arterien genetisch von den übrigen Bestandteilen des Herzens sich stark unterscheidet und nur mit dem Endocard — wenigstens bei den Isopoden — zu vergleichen ist.

Auch bei manchen niederen Krebsen, die ich noch vor zwei Jahren studiert habe, konnte ich eine weitgehende Übereinstimmung der inneren Hülle (Endocard) des Herzens mit der Arterienwand konstatieren. Die Arterie und das Herz besteht bei *Leptodora hyalina* aus einer hyalinen, ganz homogenen Membran, mit dem Unterschied, daß diese Membran im Herzen von außen noch mit Muskelfasern umringelt ist. Die Zellgrenzen an diese homogene Membran kann man recht gut bei Anwendung der Silberimprägnation nachweisen. Es ist höchst wahrscheinlich, daß diese an manchen Stellen von der Muscularis sich abtrennende Membran des Herzens und die hyaline Arterienwand ihrem Ursprung nach ganz von der Muscularis des Herzens abweichen.

Auf Grund aller dieser Beobachtungen kann man den Schluß ziehen, daß das ganze Blutgefäßsystem der Crustaceen aus zwei genetisch verschiedenen Bestandteilen gebildet wird.

Mein Freund Dr. Fernandez macht am Ende seiner Arbeit über die Blutgefäße bei Tunicaten[4] eine Bemerkung zur Phylogenese der Blutgefäße im allgemeinen und behauptet, daß bei verschiedenen Tieren die Blutgefäße zweierlei Ursprungs seien. »Das Blutgefäßsystem aller Cölomtiere«, sagt Fernandez, »besteht aus zwei heterogenen Teilen, von welchen der zweite den ersten teilweise umfaßt:

1) dem primären oder leitenden Apparat, ‚mesenchymatischer' Herkunft;

2) dem sekundären (zum großen Teil propulsatorischen) Apparat, der ein Differenzierungsprodukt der Cölomwand ist.«

Weiter sagt der Verfasser, daß der primäre Apparat »ein Lückensystem im Körperparenchym ist, dessen dem Lumen zunächst liegende Zellen sich zu einem Vasothel anordneten, um welches die ausgeschie-

[4] M. Fernandez, Zur mikroskop. Anatomie des Blutgefäßsystems der Tunicaten. Nebst Bemerkungen zur Phylogenese des Blutgefäßsystems im allgemeinen. Jenaische Zeitschr. für Naturwiss. Bd. XXXIX. 1904.

dene Parenchymgrundsubstanz eine geschlossene homogene Membran bildet«. Obwohl man diese letztzitierte Meinung nicht buchstäblich für das Blutgefäßsystem bei Crustaceen anwenden kann, so paßt sie doch in Homologie mit der Genese dieses Systems auch auf die Crustaceen, und wie weiter gezeigt wird auch auf die Arachnoideen ganz gut. »Zur selben Kategorie,« sagt weiter Fernandez, »wie die Zellen der Endothelien gehören auch alle übrigen intravasalen Zellen (Blutkörperchen, . . .).« Dies kann man auch für die Blutkörperchen — und Endothelursprung bei Crustaceen vollständig annehmen.

Bei den Arachnoideen finden wir im Bau des Blutgefäßsystems sehr interessante und merkwürdige Verhältnisse. Bei den Skorpionen besitzt das Herz eine echte innere Endothelschicht, was bei den Arterien nicht der Fall ist. An Präparaten vom Herz der Skorpione sieht man ganz deutlich, daß dieses Endothel aus ziemlich platten mit ovalen Kernen versehenen Zellen besteht, die meistens in einer, selten in zwei Reihen angeordnet sind. Hier sehen wir, daß das Herzendothel dicht der Intima anliegt und die Intima selbst eine Verdickung des dem Herzlumen zugekehrten Teiles der Muskelmembran (Sarkolemm) darstellt. Also das Endothel ist hier der einzige Bestandteil des Endocards, während die Intima zur Muscularis gehört. Wenn wir jetzt die Muscularis betrachten wollen, so sehen wir, daß dieser Hauptbestandteil des Herzens nur aus einer querliegenden Schicht von Muskelfasern gebildet wird. Die Muskelfasern, welche hier nur in einer Reihe angeordnet sind, bestehen aus einer contractilen Substanz und sind mit verlängerten Kernen versehen, die ganz in der Mitte der Achse liegen. Jede Muskelfaser ist mit Sarkolemm umhüllt, welches auch die Grenze zwischen den benachbarten Fasern bildet. Weiter nach außen von dieser Muskelschicht finden wir längsverlaufende Fasern, über deren Natur ich noch zu keinem festen Schlusse kommen konnte. Endlich bildet die äußere Schicht platte Endothelzellen und umkleidet auf diese Weise die längsverlaufenden Fasern. Wenn wir dieses Endothel mit dem gewöhnlichen Peritonealendothel vergleichen, so fällt gleich ins Auge, daß wir es mit entsprechenden Bildungen zu tun haben. Die das Herzlumen auskleidenden dagegen unterscheiden sich von diesem durch ihre Struktur.

Bei den Skorpionen, mindestens bei erwachsenen Tieren, habe sich bis jetzt absolut keinen Zusammenhang des Herzendothels mit den Blutkörperchen gefunden. Die letzteren sind von runder Gestalt und besitzen kleine, gewöhnlich peripherisch im Protoplasma liegende Kerne. Wenn wir die van Giesonsche Färbungsmethode anwenden, so zeigen sich die Blutkörperchen und Endothelzellen, ganz ähnlich dem Bindegewebe, rot gefärbt, dagegen färben sich andre Bestandteile (Muscularis) gelb.

Bei andern Arachnoideenordnungen, wie Spinnen, ist der Zusammenhang zwischen Endothel und Blutkörperchen sicher nachgewiesen. V. Franz[5] meint, daß bei Spinnen eine Blutkörperchenbildung im Herzlumen stattfindet. Bei *Tegenaria derhami* beschreibt Franz eine innere Schicht, welche ohne deutliche Grenzen allmählich in die Muscularis übergeht. Weiter glaubt der Verfasser bei *Epeira quadrata*

[5] V. Franz. Über die Struktur des Herzens und die Entstehung von Blutzellen bei Spinnen. Zool. Anz. Bd. XXVII. 1904.

»einen Übergang zwischen Ringmuskulatur und Blutzellen« gesehen zu haben. Sind also die Blutkörperchen aus der Muscularis entstanden?! Ich erlaube mir, hier meine feste Überzeugung auszusprechen, daß es sich bei diesen Spinnen um die Überreste aus dem embryonalen Zustande des inneren Herzendothels handelt. Nur auf diese Weise kann ich mir die oben beschriebenen Verhältnisse erklären.

Was die Entwicklungsvorgänge des Arachnoideenherzens anbetrifft, so finden wir in der Literatur darüber zwei entgegengesetzte Ansichten. Nach den älteren Arbeiten von Balfour (1885) und Salensky (1871) entwickelt sich das Herz bei den Spinnen aus einem dorsal der Körperseite anliegenden festen Zellenstrange, aus welchem alle Bestandteile des Herzens und Blutkörperchen ihren Ursprung nehmen. Später aber haben Schimkewitsch (1887) und Morin (1888) gezeigt, daß das Herz eine Spalte zwischen beiden Cölomsäcken ist, da wo diese zusammenstoßen und miteinander verschmolzen. Der Vorgang ist also mit demjenigen bei den Crustaceen ganz identisch und entspricht vollständig der Hämocöltheorie. Mir will es viel wahrscheinlicher dünken, daß die Entscheidung dieser Frage in der Vereinigung dieser beiden Ansichten liegt, auf die Weise, daß aus dem Zellenstrange die Blutkörperchen und die innere Herzschicht (endothelähnliche Gebilde) werden, abgesehen von der Genese derselben, während die übrigen Bestandteile des Herzens (Muscularis und Pericard) ihren Ursprung in den Cölomwänden nehmen müssen (nach Hämocöltheorie).

Ähnliche Verhältnisse der Herzbildung finden auch bei den Skorpionen statt. Nach Untersuchungen von Kowalewsky mit Schulgin (1886) und von Brauer (1895) wird das Pericard und die Muscularis aus den Cölomwänden gebildet, über den Ursprung des Endocards (Endothel) aber finden wir in der Literatur keine klaren Angaben.

Die weiteren Untersuchungen über die Entstehung des Endocards und der Arterienwände bei den Skorpionen, dürften bei der Entscheidung der Frage des doppelten Ursprungs des Blutgefäßsystems (s. oben) von großer Bedeutung sein. Die Tatsache, daß die Arterien bei den Scorpionen absolut kein inneres Endothel besitzen und wie ich meine, daß die Intima wie bei den Crustaceen zelligen Ursprungs ist, spricht sehr für die Annahme der doppelten Herkunft des Blutgefäßsystems. Ich möchte der Hoffnung Ausdruck geben, daß die weiteren vergleichend-histologischen und histogenetischen Untersuchungen diese Frage noch völlig entscheiden werden.

In meiner definitiven Arbeit werde ich eine Reihe von neuen Untersuchungen besprechen. Zum Teil sind einige von diesen schon fertiggestellt. Für den ganzen Zyklus derselben aber möchte ich die Histologie (und wo möglich auch die Histogenese) des Blutgefäßsystems bei den Skorpionen, Solpugen und manchen Spinnen studieren und mit histogenetischen Beobachtungen an gewissen Crustaceen (hauptsächlich den Isopoden), und wenn es mir gelingen sollte, auch an den Xiphosuren und Pantopoden meine Untersuchungen abschließen.

Sebastopol, Rußland, Biologische Station.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.